蝶と蛾 *Trans. lepid. Soc. Japan* **52** (4): 253–264, September 2001

日本におけるナガサキアゲハ (*Papilio memnon* Linnaeus) の分布の拡大と気候温暖化の関係

北原　正彦[1]・入來　正躬[2]・清水　剛[3]

[1)2)]403-0005　山梨県富士吉田市上吉田字剣丸尾 5597-1　山梨県環境科学研究所;
e-mail: [1)]mkita@yies.pref.yamanashi.jp; [2)]iriki@yies.pref.yamanashi.jp
[3)]224-0025　横浜市都筑区早渕 2-2-2　国土環境株式会社環境情報研究所;
e-mail: sgou@notes.metocean.co.jp

On the relationship between the northward distributional expansion of the great mormon butterfly, *Papilio memnon* Linnaeus, and climatic warming in Japan

Masahiko Kitahara[1)], Masami Iriki[2)] and Gou Shimizu[3)]

[1)2)]Yamanashi Institute of Environmental Sciences,
Kenmarubi, Fujiyoshida, Yamanashi, 403-0005 Japan;
e-mail: [1)]mkita@yies.pref.yamanashi.jp; [2)]iriki@yies.pref.yamanashi.jp
[2)]Institute of Environmental Information, Kokudo-Kankyo, Inc.,
Tsuzuki-ku, Yokohama, 224-0025 Japan; e-mail: sgou@notes.metocean.co.jp

Abstract To examine the relationships between the northward distributional expansion of the great mormon butterfly, *Papilio memnon* Linnaeus, and climatic warming in Japan, we analyzed a data set on temperatures near the northern range limit of the species for the past *ca* 60 years from the year 1940 until 1998. Within the distributional range of the species in southwestern Japan in the year 2000, a significant increase in temperature (*i. e.*, climatic warming) occurred and a significant increase in the latitude of the northern range margins was detected during the period analyzed. That is, the latitude of northern range margins in the species increased with the increasing mean temperature of the coldest month and annual mean temperature in southwestern Japan. Thus, it is suggested that climatic warming as a major external factor may have played an important role in its northward expansion. The averages of annual mean temperatures and mean temperatures of the coldest month near the northern range margins were 15.46°C and 4.51°C, respectively. Our analysis also suggested that there were different types of northward range expansion patterns of the species. We discuss the patterns mainly from the point of external factors.

Key words Climatic warming, northern range margin, northward distributional expansion, *Papilio memnon*, southwestern Japan, temperature change, the lowest inhabitable threshold temperature.

はじめに

現在，世界的に進行しつつある気候の温暖化の現象は，自然界に存在する様々な生物の分布様式や生活様式に多大な影響を与えてきた (Peters and Lovejoy, 1992; Dennis, 1993; Kareiva *et al.*, 1993; Primack, 1995, 1997; Dobson, 1996; Hunter, 1996; Leemans, 1996). 日本においても近年，温暖化の影響による様々な生物の実態が報告されてきているが (Imura *et al.*, 1993; 堂本・岩槻, 1997), その中の 1 つとして，南方系 (亜熱帯・暖帯性) のチョウ類がその分布区域を北方に広げていく現象が大きな話題になっている (白水, 1985; 福田・高橋, 1988; 中筋, 1988; 生方, 1997).

この実例として，ナガサキアゲハ，ミカドアゲハ *Graphium doson*, ツマグロヒョウモン *Argyreus*

hyperbius, イシガケチョウ *Cyrestis thyodamas*, タテハモドキ *Precis almana*, クロコノマチョウ *Melanitis phedima*, ウスイロコノマチョウ *Melanitis leda*, ムラサキツバメ *Narathura bazalus*, ムラサキシジミ *Narathura japonica*, クロセセリ *Notocryta curvifascia* など, 多くの種が知られているが (福田・高橋, 1988; 中筋, 1988; 生方, 1997; 吉尾, 1997), この中でもナガサキアゲハはその代表として, 年代に伴う分布域の北方への拡大の変遷が, かなり詳細に調べられている (福田他, 1982; 白水, 1985; 吉尾, 1997; Yoshio and Ishii, 1998; 菊地, 2000; 牧林, 2000; 下野谷, 2000; 高橋, 2000).

しかし, 今までの研究の多くは, 各々のチョウ種が各々の年代にどのように分布域を拡大していったか (分布拡大の実態) についての記載は多く見られるが, それらを実際の気候 (気温) の変化と結び付け解析した研究は, あまり知られていないのが現状である. すなわち, 分布拡大の実態を記載した仕事は, 僅かな気象データを駆使して気温の上昇を述べ, それを基に気候の温暖化が分布拡大の 1 つの原因であることを単に指摘しているものがほとんどである. ナガサキアゲハの場合も分布域北上の原因の 1 つとして, 多くの研究が気候の温暖化を挙げてはいるが (白水, 1985; 福田・高橋, 1988; 吉尾, 1997; Yoshio and Ishii, 1998; 菊地, 2000; 牧林, 2000; 下野谷, 2000; 高橋, 2000), 実際に分布北上のパターンとそれに関連した地点の気温のデータを絡めて詳細に解析し, 温暖化が分布北上の原因であることを追究した研究例はまだない.

そこで本論文においては, 我が国の代表的分布域拡大種の 1 つであるナガサキアゲハを取り上げ, 本種の従来知られてきた分布域拡大の実態を詳細に記載し, 各々分布拡大に関連した地点の年次ごとの詳細な気象 (気温) のデータを使用することによって, 従来あまり解析されてこなかった分布拡大の実態と分布北限域での気温の変化の関係を詳細に分析する. さらに, 今回の気温データの詳しい解析
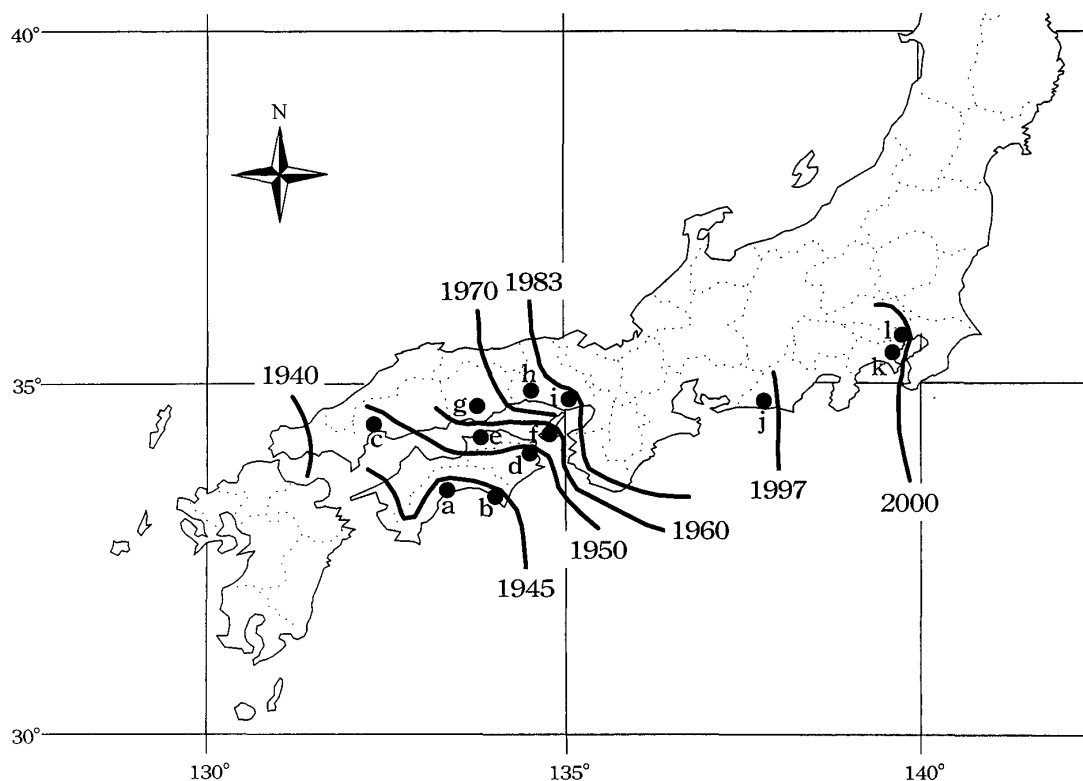
Fig. 1. Change in the northeastern boundary of the distribution of *Papilio memnon* in southwestern Japan. Closed circles indicate localities associated with the northward range expansion of the species where temperature data were collected for this study (a: Kochi, b: Muroto, c: Hiroshima, d: Tokushima, e: Takamatsu, f: Sumoto, g: Okayama, h: Himeji, i: Kobe, j: Hamamatsu, k: Yokohama, l: Tokyo). The distribution boundaries in 1940 and 1983 were drawn from Shirôzu (1985), those in 1945, 1950, 1960, and 1970 from Fukuda *et al.* (1982), that in 1997 from Takahashi (2000), and that in 2000 from Makibayashi (2000).

Table 1. The annual mean temperature and the mean temperature of the coldest month of each year in each locality associated with the northward distributional expansion of the great mormon butterfly, *Papilio memnon*, shown in Fig. 1. Shading areas indicate the localities where *Papilio memnon* was distributed in the respective years.

Year	Locality group[1)]	① (1945)			② (1950)			③ (1960)		
	Locality	Kochi	Muroto	$\bar{x}$	Hiroshima	Tokushima	$\bar{x}$	Takamatsu	Sumoto	$\bar{x}$
1945	Annual	15.18	15.78	15.48	14.08	14.58	14.33	14.18	14.28	14.23
	The coldest month	2.58	4.28	3.43	1.88	2.48	2.18	1.98	2.08	2.03
1950	Annual	16.08	16.58	16.33	14.88	15.68	15.28	14.98	15.38	15.18
	The coldest month	6.78	7.68	7.23	5.08	5.88	5.48	5.18	5.58	5.38
1960	Annual	16.68	16.98	16.83	15.38	16.28	15.83	15.58	15.78	15.68
	The coldest month	5.28	7.48	6.38	4.18	5.58	4.88	4.78	5.48	5.13
1970	Annual	16.18	16.08	16.13	14.98	15.68	15.33	15.28	14.98	15.13
	The coldest month	4.88	6.48	5.68	3.58	4.78	4.18	4.18	4.18	4.18
1983	Annual	16.38	16.28	16.33	15.38	16.28	15.83	16.08	15.08	15.58
	The coldest month	5.98	6.98	6.48	4.58	5.38	4.98	4.98	4.38	4.68
1997	Annual	16.98	16.98	16.98	16.48	16.78	16.63	16.58	15.78	16.18
	The coldest month	5.68	7.38	6.53	5.38	6.18	5.78	5.58	5.18	5.38
1998	Annual	18.28	18.08	18.18	17.68	17.78	17.73	17.58	16.78	17.18
	The coldest month	6.48	7.98	7.23	5.58	6.18	5.88	5.98	5.38	5.68
Average	Annual	16.54	16.68	16.61	15.55	16.15	15.85	15.75	15.44	15.59
	The coldest month	5.38	6.89	6.14	4.32	5.21	4.77	4.67	4.61	4.64
1998-1945	Annual	3.10	2.30	2.70	3.60	3.20	3.40	3.40	2.50	2.95
	The coldest month	3.90	3.70	3.80	3.70	3.70	3.70	4.00	3.30	3.65

[1)] ①, ②, ③ : The northeastern marginal localities of the distribution of *Papilio memnon* in the years 1945, 1950, and 1960, respectively.

Year	Locality group[2)]	④ (1970)	⑤ (1983)			⑥ (1997)	⑦ (2000)			Grand average
	Locality	Okayama	Himeji	Kobe	$\bar{x}$	Hamamatsu	Yokohama	Tokyo	$\bar{x}$	
1945	Annual	13.98	—	—	—	—	13.58	13.68	13.63	14.33
	The coldest month	1.48	—	1.88	1.88	2.58	1.58	1.18	1.38	2.14
1950	Annual	14.68	14.68	15.68	15.18	15.68	15.08	15.18	15.13	15.35
	The coldest month	4.28	4.38	5.28	4.83	6.28	5.28	4.78	5.03	5.50
1960	Annual	14.88	15.08	15.98	15.53	16.08	15.38	15.48	15.43	15.75
	The coldest month	3.38	3.68	5.28	4.48	5.68	5.48	5.08	5.28	5.03
1970	Annual	14.58	14.28	15.28	14.78	15.18	14.78	15.28	15.03	15.17
	The coldest month	2.58	2.68	4.08	3.38	4.58	4.38	4.58	4.48	4.15
1983	Annual	16.08	14.88	15.88	15.38	15.88	14.98	15.78	15.38	15.78
	The coldest month	4.58	3.78	4.88	4.33	5.58	5.48	6.18	5.83	5.21
1997	Annual	16.18	15.28	16.28	15.78	16.38	16.28	16.78	16.53	16.38
	The coldest month	4.98	3.98	5.38	4.68	5.78	6.68	6.88	6.78	5.70
1998	Annual	17.38	16.38	17.38	16.88	17.48	16.38	16.78	16.58	17.34
	The coldest month	5.08	4.28	5.58	4.93	6.18	5.18	5.38	5.28	5.75
Average	Annual	15.39	15.10	16.08	15.59	16.11	15.21	15.57	15.39	15.73
	The coldest month	3.77	3.80	4.62	4.07	5.24	4.87	4.87	4.87	4.78
1998-1945	Annual	3.40	—	—	—	—	2.80	3.10	2.95	3.01
	The coldest month	3.60	—	3.70	3.05	3.60	3.60	4.20	3.90	3.61

[2)] ④, ⑤, ⑥, ⑦ : The northeastern marginal localities of the distribution of *Papilio memnon* in the years 1970, 1983, 1997, and 2000, respectively.
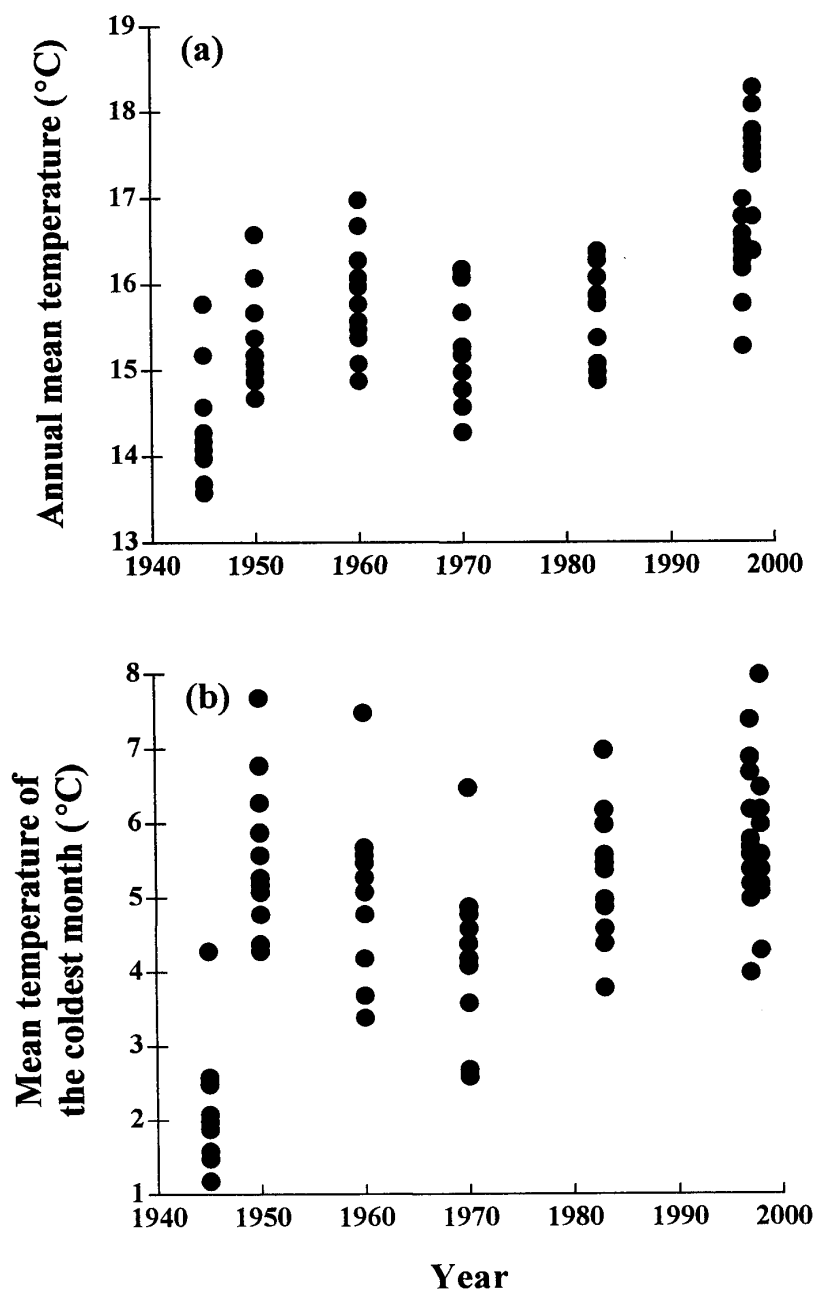
Fig. 2. Changes in the annual mean temperatures (a) and the mean temperatures of the coldest month (b) at 12 sites located in southwestern Japan during the period from 1940 to 2000 (a: $r=0.699$, $p<0.0001$; b: $r=0.494$, $p<0.0001$). Data are derived from Table 1.

から示唆された本種の分布拡大の新たな実態についても考察を試みる.

日本におけるナガサキアゲハの分布拡大の概要

今までに知られてきた，日本におけるナガサキアゲハの北方への分布拡大の概要について，Fig. 1 に示した. ナガサキアゲハは東洋の熱帯・亜熱帯を中心にして温帯まで広く分布している種で，日本が分布域の北限に当たる (福田他, 1982). 日本では 1920 年代までは四国南部, 九州以南に分布するチョウであったが (白水, 1985), その後, 分布北上の採集・目撃記録が増加し, 1940 年までには山口県で土着が認められ, その後 1945 年までには高知県や愛媛県の南部, 1950 年までには広島県や徳島県で, 1960 年代には淡路島, 香川県で, 1970 年代には岡山県, そして 1983 年までには兵庫県や和歌山県で土着が確
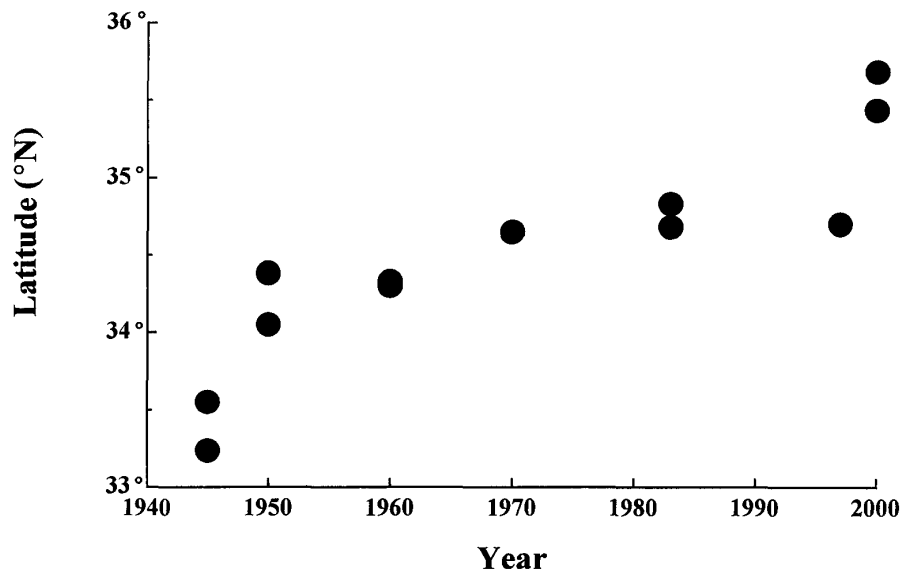
Fig. 3. Change in the latitudes of localities near the northeastern range margins of *Papilio memnon* during the period from 1940 to 2000 ($r=0.890$, $p<0.0001$).

認されるまでになった．その後，本種の分布確認記録は北上を続け，1997 年には静岡県の浜松で，2000 年には神奈川県や埼玉県でも採集・目撃記録が得られるまでになった (以上，福田他，1982; 白水，1985; 吉尾，1997; 牧林，2000; 高橋，2000). 2000 年現在で，静岡県では採集・目撃記録が続出し，土着の様相を呈しており (高橋，2000)，当県が現時点 (2000 年) における土着の分布北限と考えられる．

解析データおよび方法

チョウの分布の変化と気温の関係を解析するにあたり，まず本種の分布の北上に伴う年次的な気温データの集積地点を選択した．具体的には，分布の北上が認められた各年代の分布北限に近い，年次的な気温データの揃っている都市あるいは場所を 1 もしくは 2 カ所選んだ (Fig. 1)．すなわち，1945 年までの分布域では高知市と室戸岬，1950 年までは広島市と徳島市，1960 年までは高松市と洲本市，1970 年までは岡山市，1983 年までは姫路市と神戸市，1997 年は浜松市，2000 年までは横浜市と東京都をそれに当てた．次に選択された各々の都市あるいは場所の，1945 年から 1998 年までの毎年の年平均気温および最寒月の平均気温を割り出した．後者を考慮に入れたのは，分布域の北方への拡大については，越冬時期の気温が大きく影響すると言われているからである (石井，1986)．なお，これらの値については，国土環境株式会社環境情報研究所 (神奈川県横浜市) が過去に集積した気象情報のデータベースより引用した．但し，気温のデータは最新のもので 1998 年までしか利用できなかったために，解析では一部，2000 年のデータの代わりとして，1998 年の気温のデータを参考として使用した部分がある．また，一部の都市については，気温データの欠落していた年があり，その年については解析対象から除外した．

結　果

Table 1 に 1945 年から 2000 年までの，分布拡大に関連し抽出された年における分布北限近隣都市 (あるいは地点) の年平均気温および最寒月の平均気温の年次的変遷のデータを示した．年代と共に北上した全部で 7 つの分布北限地点グループの総平均値は，年平均気温，最寒月の平均気温共に，1945 年から 1998 年にかけて上昇している (年平均気温: 14.33°C (1945 年)-17.34°C (1998 年) =3.01°C の上昇; 最寒月の平均気温: 2.14°C (1945 年)-5.75°C (1998 年)=3.61°C の上昇).

このことは，これらの過去の一時期に本種の分布域の北限地であったと考えられる全 12 都市あるいは地点の，年平均気温および最寒月の平均気温の年次的な動態を見てもよく分かる (Fig. 2)．明らかに気温と年代の間には正の相関関係が認められ，年を経るに連れて，年平均気温，最寒月の平均気温が共に
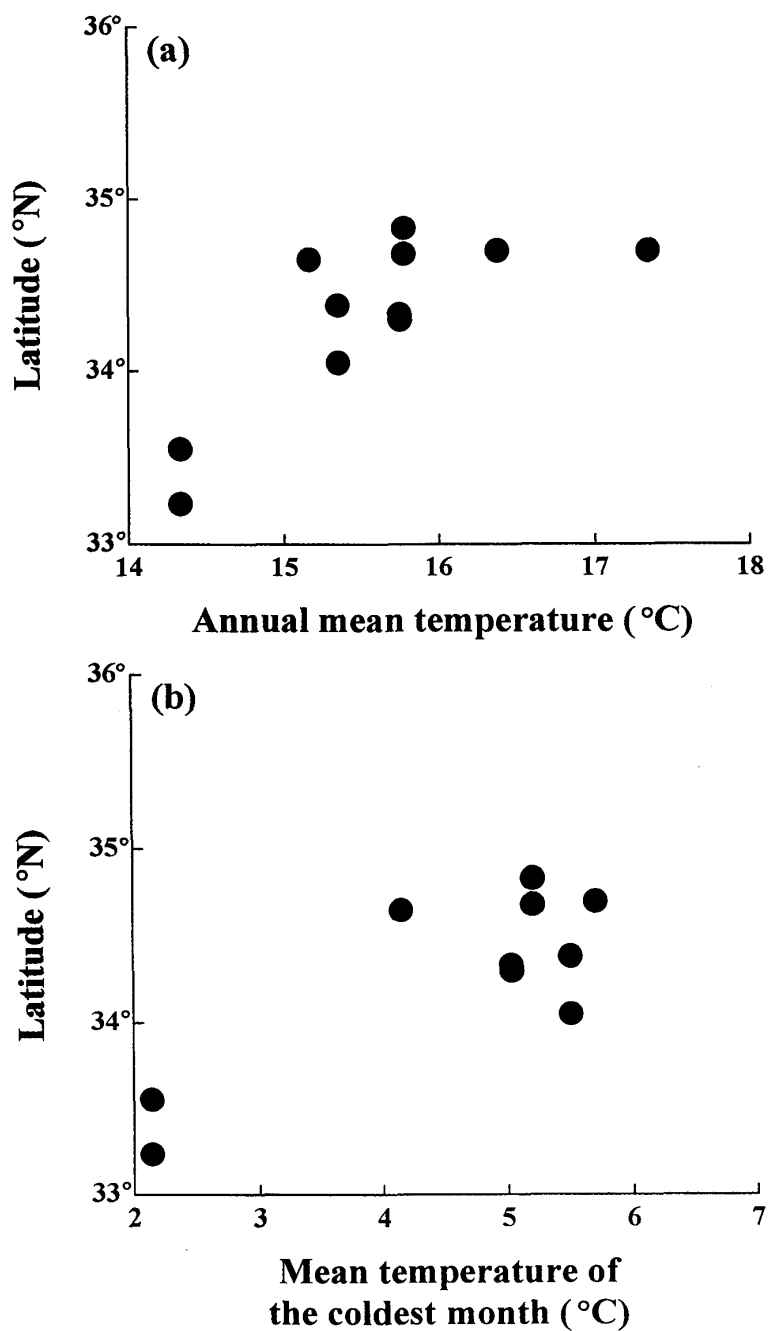
Fig. 4. Relationship of annual mean temperature (a) and mean temperature of the coldest month (b) in southwestern Japan with the latitude of locality near the northeastern range limits of *Papilio memnon* during the period from 1945 to 1998 (a: $r=0.770$, $p<0.01$; b: $r=0.826$, $p<0.001$).

高い有意確率で上昇している．すなわち，Fig. 2 より，1940 年から 2000 年にかけてのここ 60 年間は，少なくとも関東以西の西南日本では気温の上昇，すなわち温暖化が確実に進行したものと考えられる．

一方，年代の経過に伴うナガサキアゲハの分布北限域の緯度の変化を見てみると（Fig. 3），明らかに本種の分布北限は，年代の進行と共に北上を続けていると言える（相関は高い水準で有意）．

本種の 2000 年までの分布域内に位置する全 12 地点（上述）間の，抽出された年における年平均気温および最寒月の平均気温と，その各年における分布北限域の地点の緯度との間には，両者共に有意の正の相関関係が認められ（Fig. 4），年平均気温および最寒月の平均気温が上昇するにつれて，分布北限の

Table 2. The differences in the mean temperature of the coldest month (a) and the annual mean temperature (b) between the northeastern marginal sites of the distribution of *Papilio memnon* and the neighboring non-inhabited sites in the respective years. Data are derived from Table 1.

Year	(a) Mean temperature of the coldest month				(b) Annual mean temperature			
	Northeastern range margins	$\bar{x}$	The neighboring non-inhabited sites	$\bar{x}$	Northeastern range margins	$\bar{x}$	The neighboring non-inhabited sites	$\bar{x}$
1945	2.58 (Kochi)	3.43	1.88 (Hiroshima)	2.18	15.18 (Kochi)	15.48	14.08 (Hiroshima)	14.33
	4.28 (Muroto)		2.48 (Tokushima)		15.78 (Muroto)		14.58 (Tokushima)	
1950	5.08 (Hiroshima)	5.48	5.58 (Sumoto)	5.38	14.88 (Hiroshima)	15.28	15.38 (Sumoto)	15.18
	5.88 (Tokushima)		5.18 (Takamatsu)		15.68 (Tokushima)		14.98 (Takamatsu)	
1960	5.48 (Sumoto)	5.13	3.38 (Okayama)	3.38	15.78 (Sumoto)	15.68	14.88 (Okayama)	14.88
	4.78 (Takamatsu)				15.58 (Takamatsu)			
$\bar{x}$ (1945-1960)	4.68		3.70		15.48		14.78	
1970	2.58 (Okayama)	2.58	4.08 (Kobe)	3.38	14.58 (Okayama)	14.58	15.28 (Kobe)	14.78
			2.68 (Himeji)				14.28 (Himeji)	
1983	4.88 (Kobe)	4.33	5.58 (Hamamatsu)	5.58	15.88 (Kobe)	15.38	15.88 (Hamamatsu)	15.88
	3.78 (Himeji)				14.88 (Himeji)			
1997	5.78 (Hamamatsu)	5.78	6.68 (Yokohama)	6.78	16.38 (Hamamatsu)	16.38	16.28 (Yokohama)	16.53
			6.88 (Tokyo)				16.78 (Tokyo)	
$\bar{x}$ (1970-1997)	4.26		5.18		15.43		15.70	

緯度が高くなったことが分った．すなわち，気候の温暖化と分布域北上の間には，密接な正の関係があったと言える．また，相関係数の大きさから，年平均気温よりも最寒月の平均気温の方が北限域の緯度と密接に関係しており（年平均気温: $r=0.770$, 最寒月平均気温: $r=0.826$），この点で，越冬期の気温が本種の分布拡大に大きな影響を及ぼしていることが推測される．

Fig. 5 には抽出した 7 つの年における，その時点の本種の分布北限域近接地点の年平均気温および最寒月の平均気温を示した．分布北限域は年と共に北上したので，もし同一地点での気温の年次的な変動が少ないとするならば，この図の場合，気温は年代の経過と共にしだいに低下したものと考えられる．しかし，実際には温暖化が進行しているために，分布北限域は北上しているにも拘わらず，そこの年平均および最寒月平均気温は，いずれもそれほど大きな変化を示していない．むしろ 1990 年代後半には北限域の気温の上昇さえ確認できる．

Table 2 に抽出した各年代における，分布北限域の地点とその北方に隣接する未分布の地点の最寒月の平均気温並びに年平均気温の比較を示した．1945 年から 1960 年までは最寒月平均および年平均気温共に，分布北限域の平均値の方がそれに隣接する未分布地域のそれより高く，この傾向は統計的には有意でなかったが，高い有意確率を示した（最寒月平均気温: 分布北限域 $\bar{x}=4.68$, 隣接未分布域 $\bar{x}=3.70$ ($t=2.077$, $p=0.106$), 年平均気温: 分布北限域 $\bar{x}=15.48$, 隣接未分布域 $\bar{x}=14.78$ ($t=2.213$, $p=0.091$)）．一方，1970 年から 1997 年にかけては，それと逆の傾向が認められ，最寒月平均および年平均気温共に，分布北限域の平均値の方がそれに隣接する未分布地域のそれより低く，特にこの傾向は最寒月平均気温において，統計的に有意であった（最寒月平均気温: 分布北限域 $\bar{x}=4.26$, 隣接未分布域 $\bar{x}=5.18$ ($t=-4.299$, $p=0.050$), 年平均気温: 分布北限域 $\bar{x}=15.43$, 隣接未分布域 $\bar{x}=15.70$ ($t=-0.795$, $p=0.510$)）．なお，最寒月平均および年平均気温共に，分布北限域の 1945 年から 1960 年までの平均値と 1970 年から 1997 年までの平均値の間には，統計的に有意な差は無く，有意確率も非常に低かった（最寒月平均気温: 1945 年-1960 年 $\bar{x}=4.68$, 1970 年-1997 年 $\bar{x}=4.26$ ($t=0.921$, $p=0.425$), 年平均気温: 1945 年-1960 年 $\bar{x}=15.48$, 1970 年-1997 年 $\bar{x}=15.43$ ($t=-0.113$, $p=0.917$)）．

抽出された今までの 7 つの北限地点の 1945 年から 1998 年までの気温の平均値は，年平均および最寒月平均共に，1970 年の北限地点岡山が最も低く，むしろ，それより以降に分布北限地点になった姫路や
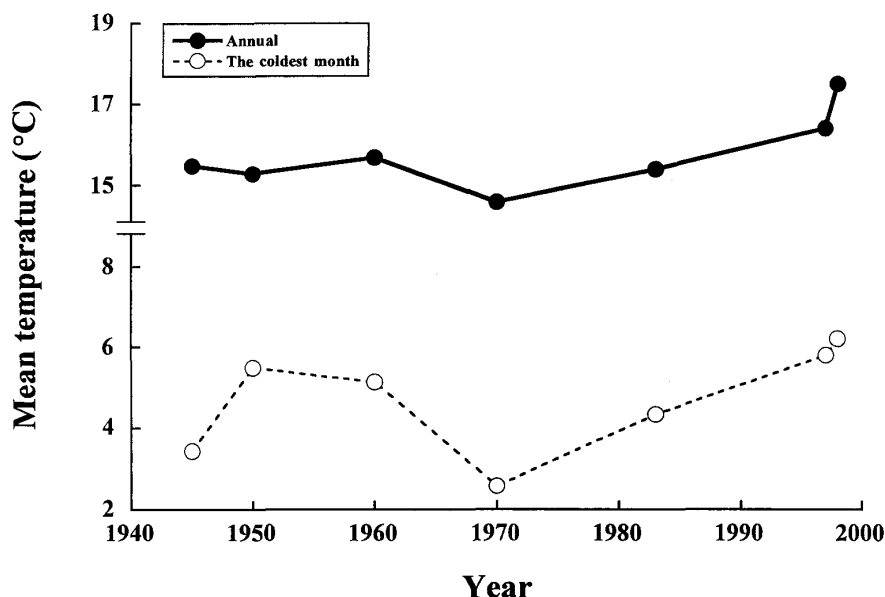
Fig. 5. Changes in the annual mean temperatures and the mean temperatures of the coldest month near the northeastern range margins of *Papilio memnon* in the respective years associated with its northward expansion during the period from 1940 to 2000.

神戸，浜松，東京や横浜の気温の平均値の方が高かった (Fig. 6). このことは，これらの地域が岡山よりも高緯度に位置しているが，気候的には温暖であったことを示している．そのことは，岡山が本種の分布北限であった 1970 年の気温が明白に示している．すなわち，この年，年平均気温は岡山が 14.58°C であったのに対し，姫路，神戸の平均値が 14.78°C，浜松が 15.18°C，横浜，東京の平均値が 15.03°C，また最寒月平均気温が岡山が 2.58°C であったのに対し，姫路，神戸の平均値が 3.38°C，浜松が 4.58°C，横浜，東京の平均値が 4.48°C と，軒並み北限地岡山より高緯度の，当時まだ未分布であった地域の方が気温が高かった (Table 1). 以上の事から，1970 年頃の時点で，岡山以北に位置する，2000 年までに分布域になった地点の，本種の生息にとっての温度環境は既に整っていたことが推測される．

考　察

ある生物種が分布域を北方に拡大する原因については，今までに幾つかの説が提唱されてきた (石井，1986; 桐谷，1986; 正木，1986; 吉尾，1997; Yoshio and Ishii, 1998). それらは大きく分けて，食糧供給状況の変化や気候温暖化など外部環境の変化によるもの (外因説) と休眠性の変化 (休眠率の上昇，休眠の深化，臨界日長の伸長) や耐寒性・耐凍性の増大，餌資源の転換など生物種自身の適応によるもの (内因説) の 2 つが挙げられる (吉尾，1997; Yoshio and Ishii, 1998).

日本におけるナガサキアゲハの北方への分布拡大も，今まで両説の観点から議論されてきたが (福田他，1982; 白水，1985; 福田・高橋，1988; 吉尾，1997; Yoshio and Ishii, 1998; 菊地，2000; 牧林，2000; 下野谷，2000; 高橋，2000)，この中で吉尾 (1997) および Yoshio and Ishii (1998) は，内因説の特に休眠性について詳細な実験を行い，北上個体群と南方個体群の間に休眠性の大きな違いが無いことを明らかにし，本種の分布北上が休眠性の大きな変化を伴わずに，気候の温暖化の基で生じてきた可能性が高いことを指摘した．また耐寒性の増大については，仮に本種の北限地域の気温が分布の北上と共に次第に低下していくのであれば，本種が耐寒性を増大することによって分布域を北上させたと考えることができるが，実際には本研究の結果も示すように (Fig. 5)，分布北限地域の気温は北上と共にあまり変化しておらず，むしろ 1990 年代後半のように気温の上昇さえ見られ，本種の分布北上が耐寒性の増大によってもたらされたとは非常に考えにくい．以上のように現時点においては，日本における本種の北方への分布拡大は，内因によって生じた可能性は極めて低いと考えられる．

一方，上述の吉尾 (1997)，Yoshio and Ishii (1998) を含めて，本種北上の原因について言及した研究の多くは，気候の温暖化を原因の 1 つに必ず掲げているが (白水，1985; 福田・高橋，1988; 吉尾，1997;
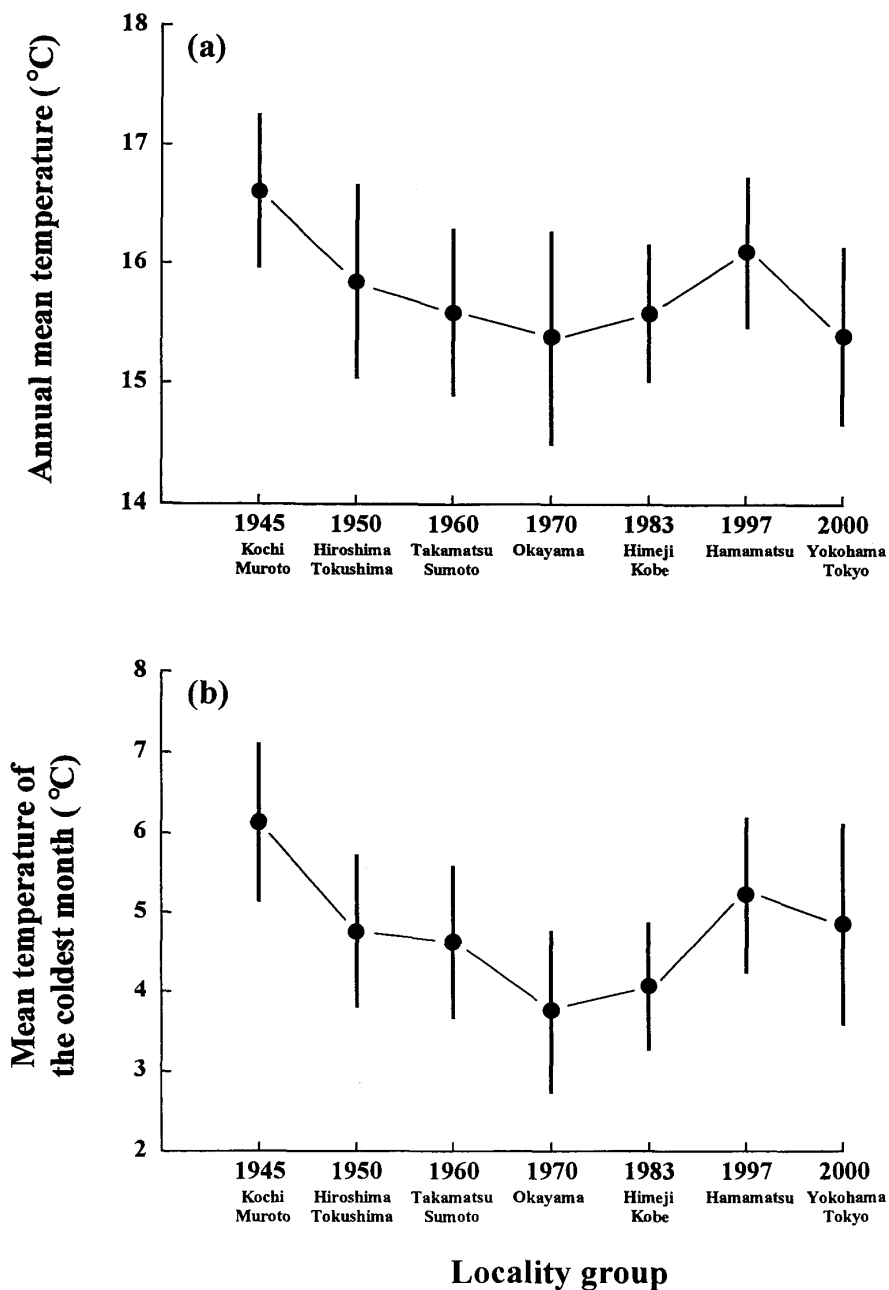
Fig. 6. The annual mean temperatures (a) and the mean temperatures of the coldest month (b) at 7 localities near the northeastern range margins of *Papilio memnon* in the respective years associated with its northward expansion during the period from 1945 to 2000. A closed circle indicates mean of the values between the years 1945 and 1998 and a vertical bar shows the 95% confidence limits of the mean in each locality.

Yoshio and Ishii, 1998; 菊地, 2000; 牧林, 2000; 下野谷, 2000; 高橋, 2000), 解析で分布北上の実態と結び付けて，詳細な気温データの分析を行っているものは皆無である．そういった意味で本研究は，本種の分布北上の実態とそれに関連する気温変化の関係を詳細に調べた最初の仕事と思われ，日本における気候の温暖化とそれに関連する本種の分布域北上の密接な関係を立証することができたと思われる．すなわち，本研究の結果から，本種の 2000 年現在の分布域内（関東以西の西南日本）では，少なくともこの 50–60 年間の間に，相対的に気候の温暖化が生じてきたこと (Table 1, Fig. 2)，また，その期間に北限域の緯度の上昇に代表されるような分布の北上が間違いなく見られたこと (Fig. 3)，そして，気温と分布北限地の緯度の間には密接な正の相関関係があり，西南日本の最寒月の平均気温および年平均

気温が上昇するに連れて，分布北限の緯度が高まったこと（Fig. 4）などが判明した．以上より，今回の詳細な気温データに基づく解析を通じても，気候の温暖化と本種の分布域北上が強い関連性を持った事象であることが示唆された．すなわち，本種の北方への分布拡大に主に内因が関与したという可能性は非常に低いので（前述），北方への分布拡大の背景には，主要な外因である気候の温暖化が最も重要な役割を演じた可能性が高かったと考えられる．

さらに，本研究の分布北限域の気温データの解析からは，本種の分布域北上のパターンについての新たな側面が示唆された．すなわちTable 2によると，本種の過去における北上のパターンには2つのタイプがあったことが推測される．すなわち，1945年から1970年頃にかけて見られた分布拡大の様式と1970年から現時点（2000年）までに見られた様式である．前者の特徴は分布北限地域の方が，その北（北東）方に隣接する未分布地域よりも，最寒月の平均気温および年平均気温が高かったことである（この傾向は有意ではなかったが，高い有意確率を示した）．一方それとは逆に，後者は分布北限地域の方が，その北（北東）方に隣接する未分布地域よりも，最寒月の平均気温および年平均気温が低かった（この傾向は最寒月平均気温において有意であった）．前者および後者の間で，分布北限地域の最寒月平均気温および年平均気温の平均値に有意差は無く，有意確率も極めて低かったことから，分布北限の場所は北上したが，その気温は1945年から現時点に至るまで，ほとんど変化していないと考えるのが妥当である．

以上より，1940年代から1960年代にかけては，気温の変化（温暖化）が最も主要な影響要因として作用し，その変化が直接的に本種の分布北上の速度や様式を決定していたことが推測される．すなわち，その年代における本種の分布北限の境界は，生息可能な最低限界温度によって決まっていたと考えられる．一方，1970年代から現時点に至るまでの北上のパターンは，常に各時点における北限地より北（北東）方の後に分布が認められた未分布地の方が気温が高く，1970年の時点で，それより以北の2000年までに北限地になった地域の，本種にとっての生息可能な温度環境は既に整っていたことが予測されるので（Fig. 6, Table 1），この点からも，1970年以降は気温が制限要因になって分布域の北限を決定していたとは考えにくく，この年代には温度環境が整っている条件（必要条件）の上に，さらに何か別の外因が分布制限要因として作用し，本種の分布拡大の範囲や様式が決定されてきたと考えられる．今回の気温だけによる解析では，それが何なのかを特定することはできないが，既存の研究の記載などを基に推測すると，幼虫の食物資源の分布状態などが重要な要因になってきた可能性が考えられる．

本種の幼虫の主要な食樹は栽培ミカン類である（福田他, 1982）．多くの研究が本種北上の原因の1つとして，温暖化と共にミカン類の栽培面積の増大を挙げているし（福田他, 1982; 白水, 1985; 福田・高橋, 1988），高橋（2000）は，静岡県では本種が1997年に初記録され，2000年には既にミカン類栽培地域を中心にして土着分布の様相を呈していることを報じた．静岡において，本種が僅か3年間で土着できた背景には，当地のミカン類の栽培がひじょうに盛んであり，本種にとっての食糧事情が極めて良好であったことが起因していると思われる．1970年時の分布北限である岡山以北のミカン類の栽培状況は，それ以南の地域に比較して，間違いなく断続的であると考えられる．従って，本種にとっての1970年以降の分布の北上は，生理的な温度環境は十分に整っていたが，幼虫の食糧である栽培ミカン類の分布状況（断続的，偏在的分布）が制限要因として作用し，本種の分布北上の速度や様式などが決定されてきた可能性が考えられる．逆にそれ以前の北上は，食糧である栽培ミカン類の分布が相対的に広範かつ連続的であったために，北上の速度や範囲は，その地域の気温によって一義的に決まっていたのではないかと推測される．

なお，今回の研究で導き出された各年代間の分布北限地域の最寒月平均気温および年平均気温の平均値は，それぞれ4.51°C（range＝2.58°C–5.88°C, n＝10）と15.46°C（range＝14.58°C–16.38°C, n＝10）であった．これらの値はおそらく本種が生理的に生息可能な各々の範疇の最低の気温を示しているものと思われる．特に，Fig. 4で示されたように，最寒月の平均気温は本種の分布北上の様式に多大な影響を与えていることが予測され，この点で，現在分布している地域の北方にあたる未分布地域の最寒月の平均気温の動向は，食樹である栽培ミカン類の分布と共に，今後の本種の北上パターンを推測する上での極めて重要な指標になることが予想される．

今回の詳細な気温データに基づく解析から，気候の温暖化と本種の北方への分布拡大現象の間に，極めて密接な関係の見られることが判明した．しかしその一方で，本種の分布北上の速度や範囲などの様式は，外因である気温の変化によって，いつの場合でも一義的に決定されているとは考えられず，他

の外因 (食物供給など) とも相互に絡み合いながら, 決定されているものと推測された. また今回の結果は, 詳細な気温データの解析を通じて初めて明らかになってきたことであり, 北方への分布拡大の実態を知る上においての, 気象データ解析の重要性を示したものである. 今後, 分布の北上が進行している多くの種で, 同様な解析が行われることが強く望まれる.

謝　辞

日頃の研究活動において深い理解と援助を戴いている山梨県環境科学研究所の職員の方々, とりわけ動物生態学研究室の今木洋大博士, 姜　兆文博士, 渡辺　牧助手には, 一方ならぬお世話を戴いた. また, 吉本　浩編集幹事および査読者の方々には内容について助言を戴いた. これらの方々に対して心からの御礼を申し上げる次第である.

引用文献

Dennis, R. L. H., 1993. *Butterflies and Climate Change*. Manchester University Press, Manchester.
Dobson, A. P., 1996. *Conservation and Biodiversity*. W. H. Freeman and Company, New York.
堂本暁子・岩槻邦男, 1997. 温暖化に追われる生き物たち: 生物多様性からの視点. 415 pp. 築地書館, 東京.
福田晴夫・浜　栄一・葛谷　健・高橋　昭・高橋真弓・田中　蕃・田中　洋・若林守男・渡辺康之, 1982. 原色日本蝶類生態図鑑 **1**. xxii, 65-277, pls 1-64. 保育社, 大阪.
福田晴夫・高橋真弓, 1988. 蝶の生態と観察. 240 pp. 築地書館, 東京.
Hunter, M. L., Jr, 1996. *Fundamentals of Conservation Biology*. 482 pp. Blackwell Science, Oxford.
Imura, O., Morimoto, N. and T. Kiura, 1993. Potential effect of global warming on the distribution of insects in Japan. *Proc. Int. Symp. Insect Diversity Research in Korea*: 44-57. Chuncheon.
石井　実, 1986. アゲハチョウ類―北上と季節適応. 桐谷圭治 (編), 日本の昆虫: 侵略と攪乱の生態学: 24-32. 東海大学出版会, 東京.
Kareiva, P. M., Kingsolver, J. G. and R. B. Huey (Eds), 1993. *Biotic Interactions and global Change*. 559 pp. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
菊地泰雄, 2000. 1999年知多半島におけるミカドアゲハとナガサキアゲハの調査結果. 蝶研フィールド (164): 9-10.
桐谷圭治, 1986. サンカメイガ―幻の大害虫. 桐谷圭治 (編), 日本の昆虫: 侵略と攪乱の生態学: 88-95. 東海大学出版会, 東京.
Leemans, R, 1996. Biodiversity and global change. *In* Gaston, K. J. (Ed.), *Biodiversity*: *A Biology of Numbers and Difference*: 367-387. Blackwell Science, Oxford.
牧林　功, 2000. ナガサキアゲハの分布の拡大. 朝日新聞 (夕刊) 記事. 2000年10月18日.
正木進三, 1986. コオロギ類―気候適応による分布の拡大. 桐谷圭治 (編), 日本の昆虫: 侵略と攪乱の生態学: 149-156. 東海大学出版会, 東京.
中筋房夫, 1988. 蝶の移動と進化的適応. 三枝豊平・矢田　脩・上田恭一郎 (編), 蝶類学の最近の進歩. 日本鱗翅学会特別報告 **6**: 211-249. 日本鱗翅学会, 大阪.
Peters, R. L. and T. E. Lovejoy, 1992. *Global Warming and biological Diversity*. 386 pp. Yale University Press, New Heaven.
Primack, R. B., 1995. *A Primer of Conservation Biology*. 278 pp. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
————, 1997. Global warming and biodiversity. *In* Domoto A. and K. Iwatsuki (Eds), *Threats of global Warming to biological Diversity*: 40-53. Tsukiji-Shokan, Tokyo.
下野谷豊一, 2000. ナガサキアゲハの福井県への侵入. 昆虫と自然 **35** (4): 18-22.
白水　隆, 1985. 日本における近年の蝶の北進現象. 白水隆先生退官記念事業会 (編), 白水隆著作集 **1**: 26-29. 九州大学教養部生物学教室, 福岡.
高橋真弓, 2000. 2000年静岡県におけるナガサキアゲハの採集・目撃記録. 駿河の昆虫 (192): 5375-5376.
生方秀紀, 1997. 地球温暖化の昆虫へのインパクト. 堂本暁子・岩槻邦男 (編), 温暖化に追われる生き物たち: 生物多様性からの視点: 273-307. 築地書館, 東京.
吉尾政信, 1997. ナガサキアゲハの北上と休眠性. インセクタリゥム **34** (12): 22-27.
Yoshio, M. and M. Ishii, 1998. Geographical variation of pupal diapause in the great mormon butterfly,

Papilio memnon L. (Lepidoptera: Papilionidae), in Western Japan. *Appl. Ent. Zool.* **33**: 281-288.

Summary

To examine the relationships between the northward distributional expansion of the great mormon butterfly, *Papilio memnon* Linnaeus, and climatic warming in Japan, we analyzed a data set on temperatures near the northern range limit of the species for the past *ca* 60 years from the year 1940 until 1998. Within the range of southwestern Japan (*i. e.*, the distributional range of *Papilio memnon* in the year 2000), a significant increase in temperature (*i. e.*, climatic warming) occurred during the period stated above. A significant increase in the latitude of the northern range margins was detected during the period, and therefore, the durational northward distribution expansion was confirmed in the species. Close positive correlations were detected between the latitude of the northern range margins and temperatures, and thus, the latitude of northern range margins in the species increased with the increasing mean temperature of the coldest month and annual mean temperature in southwestern Japan. Since it is pointed out from past studies that the influence of internal (biological) factors on the northward expansion of the species is small, climatic warming as a major external (environmental) factor may have played an important role in its northward expansion. In addition, our analysis suggested that there were two types of northward range expansion patterns. That is, one type was detected during the period from the year 1945 to 1970 and thought to be featured by temperature change (climatic warming) acting as a major limiting factor upon the determination of the northward expansion patterns. Another type was seen from the year 1970 to the present (the year 2000), and probably indicated that, under sufficient temperature conditions, the other external factors (*e. g.*, the distribution patterns of larval diet resources) acted dominantly on the determination of the northward expansion patterns. Our analysis also showed that the averages of annual mean temperatures and mean temperatures of the coldest month near the northern range margins were 15.46°C and 4.51°C, respectively. These values are perhaps associated with the lowest inhabitable threshold temperature of each category in this species.

(Accepted June 1, 2001)

Published by the Lepidopterological Society of Japan,
5-20, Motoyokoyama 2, Hachioji, Tokyo, 192-0063 Japan